

УДК 576.858 88

НЕКОТОРЫЕ ТЕОРЕТИКО-МЕТОДОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОБЛЕМЫ ФИТОПАРАЗИТОЛОГИИ

У. Р. Рийспере

Институт зоологии и ботаники АН ЭстССР, Тарту

На основании эвристического анализа различных концепций и гипотез показывается, что общая теория паразитоустойчивости растений может быть построена на основе экологической концепции паразитизма и теории неполной среды В. П. Эфроимсона.

В интересах ясности отметим сразу, что фитопаразитология в качестве раздела паразитологической науки еще не успела сформироваться. Однако в связи со все расширяющимся изучением взаимоотношений между высшими растениями и паразитическими организмами (бактериями, грибами, нематодами, личинками галлиц, клещами), проводимым для разрешения фитоиммунологических, фитопатологических, экологических, генетических, селекционных и других проблем и массовым аккумулированием соответствующего фактического материала, необходимость в таком обобщении стала очевидной (аналогично обобщению зоопаразитического материала общей паразитологией). Несколько лет тому назад эта потребность в создании общей паразитологии растений была обоснована Слепяном (1970). Нет сомнения, что общебиологическая трактовка хозяино-паразитных отношений у растений, построение целостной системы и адекватной к ней системы понятий и терминов оказали бы плодотворное влияние также на развитие направлений, связанных с изучением вышеуказанных частных проблем, разрешение которых нередко тормозится из-за неразработанности исходных теоретических положений.

Мы попытаемся критически обсудить состояние и теоретико-методологические вопросы изучения центральной проблемы фитопаразитологии — выяснение природы и механизмов действия факторов, определяющих характер взаимоотношений между высшими растениями и паразитическими организмами, или в более распространенной формулировке — проблемы природы болезнеустойчивости растений, разрешение которой в течение более полувека очень мало продвинулось вперед. Не исполнились оптимистические предсказания, которые в различные сроки связывали разработку общей теории фитоиммунитета с предстоящим 10—20-летним периодом. Изданные в 1935 г. монография Вавилова «Учение об иммунитете растений к инфекционным заболеваниям» (Вавилов, 1964) и монография Купревича, впервые опубликованная в 1947 г., «Физиология больного растения в связи с общими вопросами паразитизма» (Купревич, 1973) отличаются от аналогичных более поздних сводок общебиологически обоснованными положениями и последовательным эволюционным подходом. Среди крупных сводок последних лет можно выдвинуть только монографию Слепяна «Патологические новообразования и их возбудители у растений» (1973), где в рассмотрении хозяино-паразитных отношений преобладают эволюционные и эколого-паразитологические аспекты. Однако для многих современных работ характерен уклон в телеологическое объяс-

нение фактов, особенно материала физиологического и биохимического уровней. Селекционеры и сегодня не могут подойти к выведению болезнеустойчивых сортов на вполне научной основе и использовать для определения степени болезнеустойчивости растений все те физиолого-биохимические параметры, которые так много изучались. При этом все возрастающее накопление фактического материала на разных уровнях содействует, вопреки основной цели, прежде всего лишь описанию и пониманию патологических процессов в растениях, вызванных паразитическими организмами, но не укрепляет эмпирический базис, необходимый для верификации или фальсификации существующих гипотез о природе болезнеустойчивости растений.

Сложившееся положение довольно точно совпадает с типом познавательной ситуации, описанным Черноволенко (1965), когда отсутствие или недостаток эмпирических данных не позволяет с достаточной определенностью высказаться в пользу одной из нескольких конкурирующих между собой гипотез, которые с точки зрения используемых логических средств оказываются равновозможными или равноценными. В такой ситуации единственным возможным критерием оценки конкурирующих теорий становится соотнесение их с высшими уровнями систематизации знаний, считая решающим то, как та или иная теория «вписывается» во всю систему наличного знания. Поэтому и следует в настоящее время обратить серьезное внимание на эвристическое обсуждение существующих фитоиммунологических гипотез и теорий, чтобы на этой основе разграничить пространство логических возможностей построения общей теории для объяснения природы и механизмов действия факторов, определяющих характер взаимоотношений между растениями и паразитическими организмами.

В изучении этой проблемы концепции об эволюции хозяино-паразитных отношений являются теми положениями наивысшей степени общности, которые своими «запретами» должны обеспечить целостность и замкнутость всей теоретической системы. При представлении интимных взаимодействий паразита и тканей питающего растения в качестве кибернетического «черного ящика», где взаимная обусловленность и последовательность процессов в причинно-следственной цепи непосредственно не «рассекречивается», подбор основных выходных параметров определяется разграниченной эволюционной концепцией моделью («белым ящиком»), которой должен подчиняться поиск конкретных методов и технических приемов получения сведений о факторах, определяющих возможность обитания и питания паразита в растении.

В настоящее время в фитопаразитологии можно говорить о существовании двух таких теоретических систем, альтернативность которых определяется разными эволюционными концепциями. Одна из этих концепций рассматривает паразита и хозяина как равноценных компонентов (партнеров) одной эволюционирующей системы, которые в процессе сопряженной эволюции оказывают друг на друга направляющее давление, в результате чего у растений вырабатываются устойчивые формы со специфическими активными защитными реакциями, или, как формулируют Рубин и Арциховская (1968), «... устойчивость к паразитическим организмам, приспособившимся в ходе филогенетического развития к определенным видам растений, определяется главным образом специфическими средствами защиты, среди которых основная роль принадлежит активной реакции, развивающейся растением в ответ на контакт с возбудителем болезни». Восприимчивость растений объясняется ими сбалансированным взаимным приспособлением хозяина и паразита: «Обязательным условием паразитизма, как и симбиоза, является высокая степень приспособления обмена веществ у партнеров».

Такая эволюционная концепция принята преобладающим большинством фитоиммунологов физиолого-биохимического направления и на ее основе разработаны гипотезы, связывающие природу устойчивости растений активной защитной реакцией. Сюда относятся прежде всего модели, объясняющие проявление активной защитной реакции механизмом

сверхчувствительности тканей и образованием в результате этого защитных некрозов. Важную роль в защитных реакциях растений присваивают активизации окислительного и энергетического обмена инфицированных тканей и образованию токсических для паразитических организмов антибиотических веществ. Признавая существование у растений активной защитной реакции и исходя из соответствующих моделей, отображающих механизмы ее проявления, дальнейший прогресс в изучении природы устойчивости растений связывают прежде всего с широким применением и увеличением разрывающей способности физиолого-биохимических методов и соответственно более детальным изучением постинфекционной «ответной реакции» растений. Следует добавить, что уже в начальной фазе формирования теории активной защитной реакции чувствуется сильное влияние медицинской иммунологии. В крайних случаях это выражается в присвоении растениям иммунных механизмов, которыми, как известно, даже в животном мире обладают только виды на высших ступенях эволюционной лестницы, например: «Есть все основания считать, что в основе иммунитета растений лежат клеточные (фагоцитарные) и гуморальные механизмы» (Ярошенко и соавт., 1972).

Не вдаваясь здесь в детальный анализ отдельных модификаций теорий активной защитной реакции и опираясь только на то, что преобладающее число исследований по выяснению природы устойчивости растений к паразитическим организмам проведено на основе этой теории, можно сделать вывод, что общая кризисная ситуация в разрешении проблемы отождествима с кризисом теории активной защитной реакции, сторонники которой и сами вынуждены признать, что пока нет теории, способной однозначно и непротиворечиво объяснить явление устойчивости. В результате этого растет пессимизм в отношении самой возможности построения общеиболиологической теории устойчивости растений, вроде «Поскольку взаимоотношения паразитов и растений-хозяев весьма многообразны, единой объясняющей причины иммунитета при всех типах проявления паразитизма разных организмов на растениях быть не может» (Горленко, 1973). Разумеется, что такой бесперспективностью не может удовлетвориться ни одна отрасль науки. Как правило, единственным путем выхода из такой ситуации является изыскание принципиально альтернативных решений на основе других исходных концепций.

Соответствующий альтернативный путь действительно открывается, если при построении теории взять за основу концепцию, рассматривающую хозяина как среду обитания паразита, к жизни и питанию в которой в процессе эволюции он приспособлен и за морфофункциональной дивергенцией которой он в процессе адаптационного генеза должен следить. Пригодность макроорганизма в качестве среды обитания для паразита по этой концепции определяется степенью специализации паразита и широтой его нормы реакции на изменение «среды обитания». Специфического канализирующего давления отбора паразиты на макроорганизмы не оказывают. При этом наряду с эволюционно выработанной адаптацией паразитов к обитанию в определенных макроорганизмах признается также случайная «предрасположенность» макроорганизмов в качестве подходящей среды обитания паразитов. За такое понимание хозяино-паразитных отношений, именуемое как экологическая концепция паразитизма, начиная с 1934 г. боролся Павловский. Со всей ясностью сформулировал суть экологической концепции другой выдающийся представитель общей паразитологии Догель: «Хозяин есть не один из компонентов сожительства двух животных организмов — паразита и хозяина, — а та среда, в которой живет и к которой приспособляется паразит» (1962). Действие этих общепаразитологических положений в отношении фитопаразитологии подтверждается Вавиловым в его последней работе «Законы естественного иммунитета растений к инфекционным заболеваниям», где написано, что «Первой и основной закономерностью, определяющей существование видов и сортов растений, иммунных к тому или другому паразиту, является специализация паразитов, приуроченность их к определенному кругу хозяев,

к тому или другому виду диких и культурных растений. В эволюции паразитизма явление специализации представляется основным... Основным законом в эволюции паразитизма, имеющим непосредственное отношение к учению об иммунитете, является тенденция специализации, имеющая, вероятно, биохимическую основу в ферментативной деятельности, в уменьшении числа ферментов, выделяемых паразитом. Как правило, чем уже специализирован паразит при выборе родов и видов растений-хозяев, тем больше шансов нахождения среди данного растения иммунных форм. . . .Как правило, отсутствие иммунных видов и сортов связано со слабо выраженной специализацией паразитов» (Вавилов, 1964: 479—480).

Использование экологической концепции в качестве теоретической основы понимания природы устойчивости растений к паразитическим организмам и попытка выяснить на этой основе конкретные факторы устойчивости первоначально связана с именем американского исследователя Гарбера, который на основании ауксанографических экспериментов с биохимическими мутантами фитопаразитических бактерий пришел к выводу, что их вирулентность в отношении растений-хозяев была связана наличием необходимого комплекса питательных веществ (Garber, 1954). Вскоре после этого он формулирует свои взгляды под названием «питательно-тормозящей гипотезы», по которой для паразита в макроорганизме существуют одновременно две среды: пищевая и ингибирующая (Garber, 1956). Из четырех возможных комбинаций состояний этих двух сред паразит может быть вирулентным только при одновременном наличии достаточной питательной среды и неэффективной ингибирующей среды; под ингибирующей средой понимаются недефинируемые защитные реакции растений, которые в отношении одного специализированного паразита могут оказаться эффективными, а к другим — неэффективными. Из вышеописанного видно, что Гарбер, признавая экологическую концепцию основой своей гипотезы, не был последователен и оставил ее открытой в отношении теории активной защитной реакции. Наверное, двойственность его гипотезы и является той главной причиной, почему она не нашла более широкого отклика в фитоиммунологической литературе.

Определенным достижением в развитии теории хозяино-паразитных отношений на экологической основе следует считать разработанную Эфроимсоном (1961, 1971) теорию «неполной среды», которую по крайней мере можно оценить как ядро «общей теории иммунитета растений», как ее называет сам автор в заглавии первой цитированной работы. Опираясь в отличие от Гарбера на анализ более широкого фактического материала и эвристический анализ различных гипотез на эволюцию и природу резистентности растений, Эфроимсон исходит тоже из положения, что ключ к иммунитету растений следует искать прежде всего в той крайней специализации, которой отличаются облигатные паразиты (Вавилов, 1964). Такие паразиты могут жить только на тех видах и сортах (сортах) растений, состав которых в первую очередь белковый, обеспечивает их полной, специфически необходимой «минимальной средой». Изменение или выключение синтеза хотя бы одного из веществ, входящих в набор «минимальной среды», должны прекращать размножение паразита и тем сообщить растению индивидуальный или сортовый иммунитет. Теория неполной среды не признает ведущую роль отбора в формировании устойчивости растений к паразитическим организмам. В качестве доказательства используются факты о частом обнаружении генов устойчивости у тех сортов и видов, для которых эти гены никакого положительного значения не имели, и то, что имеется много примеров устойчивости к паразитам, с которыми макроорганизмы никогда не сталкивались, и неустойчивости к тем паразитам, по отношению к которым мог происходить отбор на устойчивость. Это находит экспериментальное подтверждение в частом возникновении генов устойчивости у растений под действием мутагенных факторов.

Естественно возникает вопрос о причинах того, почему экологическая концепция паразитизма и теория неполной среды не нашли достойной

оценки и учета в изучении природы устойчивости растений к паразитическим организмам и даже не вызвали резкой критики со стороны представителей направления активной защитной реакции. Пищевую недостаточность среды обыкновенно реферируют в обзорных работах только в качестве одного из непервостепенных вариантов разнообразия явлений устойчивости и теорию неполной среды как одну из возможных гипотетических объяснений.

По нашему мнению, основная причина заключается в том, что Эфроимсон, оперируя главным образом эволюционно-генетическими закономерностями и соответствующей системой понятий, не разработал адекватных моделей своей теории, объясняющих механизмы взаимодействия паразита и устойчивого растения (моделей развития паразита в условиях неполной среды), а также не пытался объяснить в свете своей теории факты, накопленные с позиции теории активной защитной реакции. В связи с тем что преобладающее большинство эмпирических исследований проводится на основе теоретических положений и моделей более низкой степени общности и часто без соблюдения исходных концепций, отсутствие альтернативных моделей соответствующего уровня не стимулирует экспериментальных работ для верификации или фальсификации теории неполной среды.

Среди сторонников теории активной защитной реакции до сих пор наиболее серьезно относились к теории неполной среды Метлицкий и Озерецковская, которые уже рассматривают ее в качестве одной из двух основных конкурирующих теорий, различающихся между собой тем, что «согласно одной — устойчивость растительных тканей обусловлена тем, что в них отсутствует некое необходимое паразиту вещество; согласно другой теории, устойчивость объясняется тем, что в растительных тканях присутствует какое-то вещество, токсическое для паразита» (Метлицкий, Озерецковская, 1973). Не противопоставляя исходных концепций этих теорий, они считают возможным их объединение, предлагая модель, предусматривающую подчинение теории неполной среды фитоалексинному варианту теории активной защитной реакции, подчеркивая, что «неполнота среды в данном случае отнюдь не носит пассивного характера, как это часто трактуется в литературе, а является результатом реакции растения-хозяина на агрессию со стороны паразита». Однако, учитывая альтернативность этих теорий, такой синтез принципиально невозможен и попытки его осуществления могут привести только к возникновению новых теоретических объяснений природы устойчивости растений к паразитическим организмам.

Другой важной причиной (отчасти психологического порядка) непопулярности теории неполной среды является то обстоятельство, что при первом рассмотрении она не открывает перспектив для физиологии и биохимии растений в выяснении природы и механизмов действия факторов устойчивости. А именно этим дисциплинам как в историческом плане, так и в настоящее время принадлежит доминирующая роль в изучении этой проблемы, вследствие чего к их возможностям, в порядке обратной связи, «адаптирована» и сама теоретическая система. Следует учесть и то, что объяснение природы устойчивости пищевой недостаточностью вообще трудно поддается эмпирической проверке, что уже в свое время было отмечено Сухоруковым (1952), который писал: «Было бы, однако, неправильным считать отмирание пораженных клеток, или защитный некроз, единственной защитной реакцией растений против заражения. Задержка развития и гибель паразита могут быть вызваны несоответствием между его потребностями и возможностью удовлетворить их в живой клетке. Такое предположение не может вызвать возражений и обычно приводится в учебниках и отдельных работах, но оно, являясь вообще правильным, не открывает все же путей для конкретного решения отдельных вопросов».

В случае теории неполной среды трудная эмпирическая доказуемость адекватна сложности ее предметной области (в причинно-следственном отношении, непосредственно не определяемым интимным связям между паразитами и питающими тканями). В методическом отношении, конечно,

перспективнее найти те соединения, которые присутствуют в растительных тканях, чем установить не заменимые для паразита соединения неизвестной природы, отсутствие или структурное видоизменение которых сообщают растению устойчивость к определенным паразитам. Отождествление фактора устойчивости с отсутствием отдельных компонентов, входящих незаменимо в минимальную среду паразита, требует принципиально другого методического подхода, чем изыскание фактора устойчивости в новообразовании или в повышенных концентрациях веществ антибиотического действия. Именно исходя из теории неполной среды, приходится сталкиваться при эмпирической проверке конкретных моделей с серьезной методической преградой — некультивируемостью облигатных паразитов на искусственных средах. В результате этих трудностей единственно возможным путем выяснения пищевых потребностей паразитов и соответственно факторов устойчивости является экспериментальное видоизменение их живой среды обитания экзогенным воздействием на отдельные звенья метаболизма питающих тканей и выяснение влияния этих воздействий на основные показатели реакции паразита — на его выживаемость, скорость развития и размножения. Перед физиологией и биохимией растений при этом встает сложная задача — разработка необходимых методов экзогенного воздействия на отдельные звенья метаболизма растений и последующая проверка результатов воздействий на питающие ткани, а уже в перспективе — изучение тонких конститутивных особенностей растений для установления их пригодности или непригодности в качестве «минимальной среды» для определенных паразитов. Не менее важное значение для развития теории неполной среды имеет расширение экспериментов с индуцированными мутантами паразитических организмов (Швингхамер, 1962; Васильева, Лекомцева, 1969) и мутантами их питающих растений.

Выше мы назвали в качестве одной из основных причин неконкурентоспособности теории неполной среды отсутствие моделей, объясняющих конкретные механизмы действия пищевой недостаточности как фактора устойчивости растений к паразитам. Так как специальный эмпирический базис для построения таких моделей еще отсутствует, то остается только использовать уже существующие факты. С позиции теории неполной среды представляет особый интерес относительно скучный материал по микроскопическому изучению особенностей и динамики постинфекционного развития паразитических организмов в непригодных для них растительных тканях. По этим данным можно заключить, что отмирание паразитов и так называемая сверхчувствительная реакция и некроз растительных клеток не происходят «сверхскоростно», а часто продолжительность этих процессов измерима часами (у фитонематод днями), и что в первоначальном постинфекционном развитии паразитов в полноценных и неполноценных для них питающих тканях различий часто не обнаруживается. В свете теории неполной среды скорость и характер этих процессов варьирует в зависимости от степени неполноценности среды и от генетически детерминированной продолжительности жизненного цикла паразита. В связи с крайней ограниченностью энергетических резервов паразитических организмов, которые обеспечивают им только первоначальную экзоферментативную активность, их энергетический обмен и биосинтетические процессы после инвазии будут полностью зависеть от получения пищи из тканей макроорганизма. Поэтому предпосылкой прохождения паразитом полного цикла развития и размножения является формирование сбалансированной круговой зависимости между его экзоферментативной деятельностью и получением в ответ адекватного затраченной энергии количества пищи необходимого качественного состава. В связи с тем что в устойчивых к определенным паразитам растениях в результате их пищевой неполноценности для этих паразитов это условие не удовлетворяется, происходит истощение, стагнация, абордация и лизис последних. При такой трактовке причинно-следственных отношений отмирание питающих тканей («защитный некроз») должно быть результатом процессов абор-

тации и лизиса паразита, и мы считаем очень правдоподобным предположение Купревича (1973), что это происходит под воздействием токсических продуктов автолиза abortированных паразитов. Такое объяснение причинно-следственных связей между паразитами и непригодными для них питающими тканями находит поддержку и в недавних работах Кириали с сотрудниками (Kiraly, Barna, Ersek, 1972; Ersek, Barna, Kiraly, 1973), которые на основании специальных экспериментов были вынуждены переоценить свои прежние взгляды и прийти к выводу, что некротическая реакция является результатом, а не причиной явления устойчивости. Они высказывают свое сомнение вообще в отношении использования термина «гиперсенситивная реакция» в одном контексте с явлением резистентности растений.

В связи с тем что теория неполной среды и соответственно вышеизложенное рассуждение имеют ввиду только явление моногенной (вертикальной) устойчивости растений, возникает вопрос о значении экологической концепции паразитизма и теории неполной среды для объяснения взаимоотношений между паразитическими организмами и их растениями-хозяевами, не обладающими в отношении первых моногенной устойчивостью. Важность этого вопроса подтверждается многочисленными фактами, которые показывают широкое варьирование характера хозяино-паразитных отношений у восприимчивых растений в зависимости от генетически детерминированных различий между их сортами и популяциями и от их физиологического состояния, определяемого уровнем факторов внешней среды. Названное явление, конечно, требует специального анализа, но хотя бы в порядке первого приближения, его необходимо затронуть и здесь.

Мы исходим из того, что при рассмотрении адаптациогенеза паразитов с позиции экологической концепции паразитизма следует предполагать, что виды, расы и популяции паразитов в процессе микроэволюции приспособлялись не только к определенным качественным признакам питающих растений, но также к их количественным параметрам. В результате этого у паразитов выработана свойственная им амплитуда реакции как в отношении общего физиологического состояния, так и в отношении уровня отдельных физиологико-биохимических показателей растений. Учитывая, что адаптация популяций паразитов к морфо-физиологическим модификациям и фенотипам хозяев может происходить только с опозданием, то в преобладающем большинстве случаев следует считать маловероятным, что конкретные фенотипы растения-хозяина представляют для паразита оптимальную питательную среду. Поэтому степень отклонения от оптимума для паразита во внутритканевой среде обитания определяется не только видовыми и сортовыми признаками питающих растений, но также и модифицирующим действием макроэкологических условий. Через микросреды на постинфекционную выживаемость, развитие и размножение паразита оказывают влияние все экзогенные факторы. Учитывая, что растения обладают относительно широкой нормой реакции, физиологико-биохимические параметры их фенотипических модификаций могут варьировать в широких пределах, в крайних случаях приближаясь или даже выходя из границ амплитуды реакции паразитов, что может приводить к высокой полевой устойчивости растений. Считая, что растения, не обладающие моногенной устойчивостью, представляют для паразита среду, в которой с качественной точки зрения имеются в наличии все компоненты «минимальной среды», степень ее пригодности как питательного субстрата определяется тем, в какой мере его общее физиологическое состояние и уровень отдельных метаболических звеньев отличаются от оптимальных для паразита. Из этого мы делаем вывод, что пределы применимости теории неполной среды распространяются также на объяснения варьирования и многообразия взаимоотношений между паразитами и их растениями-хозяевами. Мы считаем, что пищевой недостаточностью объяснимо также так называемое явление «приобретенного иммунитета» растений, которое также связано с физиологико-биохимическими сдви-

гами в питающих тканях, хотя оно и вызывается биогенными факторами.

В заключение отметим, что в этой статье мы не ставили цели исчерпывающе рассмотреть весь комплекс вопросов, связанных с проблемой выяснения природы факторов, определяющих характер взаимоотношений между растениями и паразитическими организмами. Ее целью было показать лишь суть противоречий между основными теоретическими положениями о природе устойчивости растений и их зависимость от исходных концепций и доказать, что экологическая концепция паразитизма и подчиняющаяся ей теория неполной среды могут составлять основу построения общей теории устойчивости растений к паразитическим организмам. При этом следует иметь ввиду, что из-за серьезных методических ограничений нельзя ожидать быстрого прогресса в разрешении этой проблемы. В то же время нельзя сомневаться в том, что эта альтернативная, по общепринятому представлению, теория вынуждает изменить направление и тактику соответствующих исследований, в результате чего должна сформироваться необходимая эмпирическая основа для построения целостной теоретической системы с адекватным к ней аппаратом понятий, где устранены противоречия между паразитологическими концепциями и фитоиммунологическими гипотезами. Это в конечном счете должно также привести к формированию фитопаразитологии как отрасли общей паразитологии.

Л и т е р а т у р а

В а в и л о в Н. И. 1964. Избранные труды в пяти томах. IV. Проблемы иммунитета культурных растений. Изд. «Наука». М.—Л. : 1—518.

В а с и л ь е в а С. В., Л е к о м ц е в а С. Н. 1969. Использование мутантов фитопатогенных бактерий и грибов для изучения взаимоотношений между паразитом и растением-хозяином. Усп. совр. биол., 67 (3) : 423—431.

Г о р л е н к о М. В. 1973. Краткий курс иммунитета растений к инфекционным болезням. «Высшая школа». М. : 1—366.

Д о г е л ь В. А. 1962. Общая паразитология. Изд. ЛГУ Л. : 1—464.

К у п р е в и ч В. Ф. 1973. Научные труды в четырех томах. Том. 3. Физиология больного растения в связи с общими вопросами паразитизма. Изд. «Наука и техника». Минск : 1—456.

М е т л и ц к и й Л. В., О з е р е ц к о в с к а я О. Л. 1973. Фитоалексины. Изд. «Наука». М. : 1—176.

П а в л о в с к и й Е. Н. 1961. Общие проблемы паразитологии и зоологии. Изд. АН СССР. М.—Л. : 1—424.

Р у б и н Б. А., А р ц и х о в с к а я Е. В. 1968. Биохимия и физиология иммунитета растений. Изд. «Высшая школа». М. : 1—414.

С л е п я н Э. И. 1970. Значение правил экологической паразитологии В. А. Догеля для общей паразитологии растений (на примере фитопатогенных грибов). Паразитолог., 4 (2) : 94—107.

С л е п я н Э. И. 1973. Патологические новообразования и их возбудители у растений. Галлогенез и паразитарный тератогенез. Изд. «Наука». Л. : 1—512.

С у х о р у к о в К. Т. 1952. Физиология иммунитета растений. Изд. АН СССР. М. : 1—148.

Ч е р н о в о л е н к о В. Ф. 1965. Высшие уровни систематизации знаний и их эвристическая ценность. В кн.: Логика научного исследования. Изд. «Наука». М. : 311—346.

Ш в и н г м а х е р Е. А. 1962. Индуцированные мутации патогенных организмов для изучения взаимодействий хозяина и паразита. В кн.: Проблемы и достижения фитопатологии. Изд. с.-х. лит., журн. и плакатов. М. : 224—237.

Э ф р о и м с о н В. П. 1961. Общая теория иммунитета растений и некоторые принципы радиоселекции на устойчивость к инфекционным болезням. В сб.: Проблемы кибернетики, вып. 5. Гос. изд. физ.-мат. литературы. М. : 199—215.

Э ф р о и м с о н В. П. 1971. Иммуногенетика. Изд. «Медицина». М. : 1—336.

Я р о ш е н к о Т. В., Г р е б е н ч у к Е. А., Н и к и т и н а А. В., К у з и ч е в а В. В. 1972. Иммунитет растений к возбудителям различной паразитической природы. Микол. и фитопатол., 6 (3) 235—2040.

G a r b e r E. D. 1954. The role of nutrition in the host—parasite relationship. Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 40 (12) : 1112—1118.

G a r b e r E. D. 1956. A nutrition—inhibition hypothesis of pathogenicity. Amer. Naturalist, 90 (852) : 183—194.

Ersek T., Barna B., Kiraly Z. 1973. Hypersensitivity and the resistance of potato tuber tissues to *Phytophthora infestans*. *Acta phytopathol. Acad. sci. hung.*, 8 (1-2) : 3-12.
Kiraly Z., Barna B., Ersek T. 1972. Hypersensitivity as a consequence, not the cause, of plant resistance to infection. *Nature*, 239 (15373) : 456-458.

SOME THEORETICAL AND METHODOLOGICAL PROBLEMS
OF PHYTOPARASITOLOGY

U. R. Riispere

S U M M A R Y

At present still is lacking the general theory capable to explain the essence of factors determining the nature of relationships between the parasitic organisms and higher plants. This is associated with the crisis of the dominant theoretical system which suggests that plants possess active protective reactions to definite species and races of parasites having developed in the process of the evolution. Heuristic analysis of various conceptions and hypotheses has shown that the general theory of parasite resistance of plants can be based only on the ecological conception of parasitism and V. P. Efroimson's theory of uncomplete medium.
